动 物 学 研 究 2013，Jun. 34(3): 139−144 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research DOI:10.11813/j.issn.0254-5853.2013.3.0139

雄性黄山短尾猴 (*Macaca thibetana*) 攻击支持雌性以换取交配回报

汪 爽[1]，李进华[1,2,*]，夏东坡[1]，朱 勇[1]，孙丙华[1]，王 希[1]，朱 磊[1]

1. 安徽大学 资源与环境工程学院，安徽 合肥 230601；
2. 安徽师范大学 生命科学学院，安徽 芜湖 241000

摘要：生物市场理论认为动物个体之间通过某种协定交换有价值的商品，使双方均受益。该研究采用目标动物法、行为取样法和连续记录法，对浮溪黄山野生猴谷鱼鳞坑短尾猴 (*Macaca thibetana*) A_1群 (YA_1群)和A_2群 (YA_2群)成年个体在非繁殖季节 (2011 年 8 月—12 月)和繁殖季节 (2012 年 2 月—5 月)的雄性攻击支持雌性行为和交配行为进行研究，探讨雄性攻击支持雌性与交配之间的关系。两猴群在繁殖季节和非繁殖季节雄性攻击支持雌性与交配行为均呈显著正相关；YA_2群繁殖季节与非繁殖季节攻击支持后交配频次均显著高于随机交配；YA_1群在繁殖季节攻击支持后交配频次与随机交配频次差异不显著，但在非繁殖季节攻击支持后交配频次显著高于随机交配，说明短尾猴成年雄性攻击支持雌性可以换取与该雌性个体的交配回报。本研究验证了生物市场理论中社会行为存在交换，首次证明了雄性攻击支持可以换取雌性的交配回报，为进一步研究雄性性竞争与雌性选择提供了实例。

关键词：短尾猴；生物市场理论；攻击支持；交配
中图分类号：Q959.848 **文献标志码**：A **文章编号**：0254-5853-(2013)03-0139-06

Male-to-female agonistic support for copulation in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Huangshan, China

Shuang WANG[1], Jin-Hua LI[1,2,*], Dong-Po XIA[1], Yong ZHU[1], Bing-Hua SUN[1], Xi WANG[1], Lei ZHU[1]

1. *School of Resources and Environmental Engineering, Anhui University*, *Hefei* 230601, *China*;
2. *School of Life Science, Anhui Normal University*, *Wuhu* 241000, *China*

Abstract: Biological market theory predicts that animals exchange the same commodities, or interchange different ones, to their mutual benefit. Using focal and behavioral sampling methods and continuous recording techniques, we studied Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) in two study groups (YA1 and YA2) at Huangshan, China to see whether adults interchanged male-to-female agonistic support for copulation. Overall, male-to-female agonistic support was significantly correlated with copulation behaviors when data from both study groups were combined. For YA1, copulations in post-agonistic support observation (PO) was greater, but not significantly so, than random observation (RO) in the breeding season, and copulation in PO was significantly greater than RO in the non-breeding season. For YA2 copulations in PO were significantly greater than RO in both breeding and non-breeding seasons. These results suggest that a male who extends post-agonistic support to a female is significantly more likely to copulate with her. Our study provides evidence for the existence of a biological market involving interchanged social behaviors. Our study also illuminates the reproductive strategies of male competition and female choice in this species.

Keywords: Tibetan macaques (*Macaca thibetana*); Biological market theory; Agonistic support; Copulation

---

收稿日期：2013-01-13；接受日期：2013-04-20
基金项目：国家自然科学基金 (30970414, 31172106)；安徽省教育厅科技创新团队 (TD200703)；安徽大学研究生学术创新研究项目 (yqh100114, yqh100115)
*通信作者 (Corresponding author)，E-mail: jhli@ahu.edu.cn
第一作者简介：汪爽 (1987-)，男，硕士研究生，主要从事灵长类行为生态学研究，E-mail: ws_901@126.com

具有亲缘关系的灵长类动物个体间的利益分享与合作行为可以“亲缘利他”理论解释，如分享食物 (Pastor-Nieto, 2001)和攻击支持 (Schino et al, 2009)等，但非亲缘关系的个体间也存在这样的行为。Noë & Hammerstein (1995)提出的生物市场理论(biological market theory)解释了非亲缘关系个体间的互惠利他行为。该理论认为，动物个体之间通过某种贸易协定交换有价值，且不会被其他个体所掠夺的“商品”，如掌控的资源或能够提供的“服务”等。此外，交易者也会因不同目的而选择不同的交易，如通过某种行为交易相同行为或其他等价货物等。

攻击支持 (agonistic support)指社会性动物中，某一个体参与正在发生的斗争，支持其中一方而攻击另一方的行为(Seyfarth & Cheney, 1984; Hemelrijk, 1994)，主要包括同性间支持和异性间支持。同性间支持分为雄性−雄性联合 (de Waal, 1984; Silk, 1992; Widdig et al, 2000)和雌性−雌性联合(Sterck et al, 1997; Wrangham, 1980)，异性间支持常见于雄性支持雌性 (Noë & Sluijter, 1990; Pereira, 1989; Smuts, 1985)。由于第三方个体的介入，被支持者获得直接利益，同时支持者也将获得被支持者的回报 (Schino et al, 2007；Trivers, 1971)，例如雄性黑猩猩 (*Pan troglodytes*)个体间存在的攻击支持交换现象 (de Waal, 1984)以及日本猕猴 (*Macaca fuscata*)雌性间的支持攻击与理毛行为的显著正相关 (Ventura et al, 2006；Schino, 2007)等。若上述研究符合生物市场理论中关于“动物个体之间通过某种协定交换有价值的商品，使双方均受益”的行为交换模型(Noë & Hammerstein, 1994; 1995)，那么，雄性攻击支持则可作为行为商品，用于换取同种行为 (攻击支持，Widdig et al, 2000)或同等价值的其他行为 (如分享食物，Mitani & Watts, 2001)。因此，我们推测，雄性攻击支持雌性可以换取雌性个体的行为回报。

在多雌多雄的灵长类群体中，雄性之间存在激烈性竞争 (Perloe, 1992; Soltis et al, 1997)，雄性为了获得更多的交配机会，需要给予雌性一定的利益投资 (Hemelrijk & Steinhauser, 2007; McNamara et al, 2008)，且这种投资多以行为交换方式完成 (Noë et al, 2001; Gumert, 2007a)。例如，Barrett & Henzi (2001)对草原狒狒 (*Papio cynocephalus*)的研究发现，雄性通过对雌性理毛，以接近雌性并获得交配机会；Gomes & Boesch (2009)在对黑猩猩的研究中发现，雄性倾向于与处于发情期的雌性分享食物，以获取交配机会；Gumert (2007a)在对食蟹猴(*Macaca fascicularis*)的研究中发现，在雌性发情期，雄性为获得交配机会，对雌性的理毛行为明显增多且持续时间增加；Duffy et al (2007)对黑猩猩的研究发现，中、低顺位雄性攻击支持高顺位雄性可以换取高顺位个体对中、低顺位个体的交配容忍。而尚无在短尾猴 (*Macaca thibetana*)社会中是否存在攻击支持与交配行为交换的相关报道。

短尾猴营群居生活，社会群体由成年雄性、成年雌性及其后代组成 (Li, 1999)，除分群外 (Li et al, 1996)，雌性终生生活于出生群，而雄性成年后大多离开该群 (Li, 1999)，因此，猴群中绝大部分成年雄性和雌性之间无亲缘关系(Zhu et al, 2008)。短尾猴属季节性繁殖物种，全年都有交配，非繁殖季节为 7 月—次年 1 月，繁殖季节为 2 月—6 月 (Li et al, 2005)。雄性间具严格线性等级关系(Li, 1999; Berman et al, 2004)，属混交交配模式 (Li, 1999)，且高顺位个体占据较高的交配资源 (Xiong & Wang, 1991)。在其社会群体中，攻击支持行为时有发生，除雄性间联合外 (Li, 1999)，雄性攻击支持雌性的行为也很常见。因此，短尾猴可作为研究雄性攻击支持雌性与交配行为关系的理想物种。本研究不仅为探讨非人灵长类雄性竞争与雌性选择提供实例，同时也对生物市场理论中的社会行为交换假设进行验证，即，若攻击支持与交配行为相关，则雄性攻击支持雌性将获得被支持雌性的交配回报。

1 材料和方法

1.1 研究地点和对象

浮溪黄山野生猴谷地处安徽黄山风景区西南山麓 (N30°29′，E118°10′)，平均海拔 500 m，最高海拔 1 310 m (Li, 1999)。自 1986 年该地区建立研究基地以来，本课题组对此地鱼鳞坑地区短尾猴群进行了～26 a 的连续观察及全年情况记录 (如出生、死亡、分群和雄性换群等) (Li, 1999)，猴群分为两个群体，鱼鳞坑 A_1 群(YA_1 群)和 A_2 群 (YA_2 群)，所有个体均可通过自然特征识别。研究期间，YA_1 群共有 4 只成年雄性和 8 只成年雌性，YA_2 群共有 9 只成年雄性和 11 只成年雌性。

1.2 研究方法

于 2011 年 8—12 月(非繁殖季节)和 2012 年 2—5 月(繁殖季节)，采用目标动物取样法 (focal

animal sampling)、行为取样法 (behavioral sampling) 以及连续记录法 (continuously recording)记录行为数据 (Altmann, 1974)并跟踪观察猴群。目标动物取样法取样时间设为 15 min，使用录音笔 (型号：SONY ICD-AX412F) 辅助笔录。以随机抽签的方式确定目标动物个体顺序，采用目标动物取样法和连续记录法记录攻击支持行为和交配行为的发起者、接受者及持续时间等数据作为基准值 (baseline)，并用于反映研究对象的日常行为。

当进行基准值取样时发生交配行为，则以行为取样法记录交配行为的发起者和接受者，同时，结合行为取样法与目标动物取样法记录成年雄性攻击支持雌性后发起支持的雄性的交配行为数据。具体方法如下：当成年雄性攻击支持成年雌性时，采用目标动物取样法连续记录攻击支持发生后15 min内该发起支持的雄性与被支持雌性之间的交配数据；若在进行基准值目标动物取样过程中，正在观察的雄性目标个体支持某雌性个体时，则立即转为攻击支持后的 15 min 目标取样，连续记录发起支持的雄性与被支持雌性间的交配数据，但该部分数据在分析时定义为攻击支持后数据 (Koyama et al, 2006)；当无法确定目标个体或目标个体在观察中消失时，按照抽签顺序对下一目标个体进行行为观察；当先前消失的个体再次出现时，继续对该消失个体进行观察 (Li et al, 2007; Xia et al, 2012)。行为定义见表 1。

表 1　行为定义
Table 1　Behavioral definitions

行为目录 Behavior catalog	行为定义 Definition
交配 Mating	雄性个体抓住雌性的背毛，双脚踏在雌性的大腿之上，整个身体趴在雌性的背上，插入阴茎并随之抽动的行为。 Male mounts a female with intromission and thrusting, but not necessarily ejaculation.
攻击支持 Agonistic support	在社会性动物中，一个体参与正在发生的斗争，支持其中一方而攻击另一方的行为。 An individual intervenes in an ongoing agonistic interaction between two or more individuals, supporting one of the opponents.

行为定义参见 Li (1999)、Seyfarth & Cheney (1984)及 Hemelrijk (1994)。
Behavioral definitions were referred to Li (1999), Seyfarth & Cheney (1984) and Hemelrijk (1994).

1.3　数据处理

分析雄性攻击支持雌性与两者交配的相关性时，matrix correlation test 显示基准值中记录的交配行为数据与行为取样法记录的交配数据结构间是否存在相似性 (de Vries, 1993; Zhang et al, 2010)(YA$_1$群非繁殖季节：Kr=25，Pr=0.010，繁殖季节：Kr=18，Pr=0.039；YA$_2$群非繁殖季节：Kr=44，Pr=0.004，繁殖季节：Kr=30，Pr=0.021；based on 2000 permutations)。因此，将两种取样方法得到的交配数据合并，以便更准确反映所有研究个体的交配比例 (van Noordwijk, 1985; Robbins, 1999)，并使用矩阵相关检验 (row-wise matrix correlations test)分析攻击支持行为矩阵与交配行为矩阵的相关性(Kr test)。基准值和行为取样法记录来源的数据计算由 Hemelrijk's Matrixtester v2.23 软件完成，数据分析基于 2 000 次排列分析 (Hemelrijk, 1990)。

将攻击支持后的交配数据和基准值中的交配数据转化为交配频次(次/h)后进行统计，比较攻击支持后 (post-agonistic support observation，PO)交配与随机 (random observation，RO)交配间的频次差异。攻击支持后交配数据来源于攻击支持后的目标动物取样法获取的数据，随机交配数据来源于基准值的数据，即在基准值中存在的发生攻击支持关系的两个体间的交配行为数据。例如，在攻击支持后的数据中，成年雄性 A 个体攻击支持雌性个体 B、C 及 D，则在基准值中同样选择与雄性 A 发生交配的雌性 B、C 及 D，这三组雌雄对组成 RO，与攻击支持后的交配行为数据进行配对 (Gumert, 2007b)，同时，剔除具有亲缘关系个体的交配行为数据。在记录的基准值数据中，符合配对要求的数据分别为：YA$_1$群非繁殖季节 11 组、繁殖季节 10 组；YA$_2$群非繁殖季节 15 组、繁殖季节 18 组。使用 SPSS16.0 for windows 软件进行数据分析，Wilcoxon signed ranks test 检验攻击支持后与随机交配频次的差异性，显著水平设为 α=0.05 (双尾检验)，实验数据以 mean±SD 表示。

2　结　果

研究期间共记录到成年雄性攻击支持雌性 216 次 (非繁殖季节：YA$_1$群 32 次、YA$_2$群 64 次；繁殖季节：YA$_1$群 43 次、YA$_2$群 77 次)。共观察 YA$_1$群和 YA$_2$群 32 个目标个体 221 d，基准值取样共 773

h [(24.91±0.87) h, n=32]。其中，非繁殖季节和繁殖季节，YA_1 群的取样时间分别为 (13.40±0.32) h 和 (12.50±0.00) h，YA_2 群的取样时间分别为 (12.46±0.29) h 和 (11.85±0.37) h，而雄性攻击支持雌性后与被支持雌性交配的概率，YA_1 群分别为 0.324±0.078 和 0.271±0.086，YA_2 群分别为 0.269±0.060 和 0.204±0.056。

2.1 短尾猴成年雄性攻击支持雌性与交配行为相关性

非繁殖季节 (YA_1 群：Kr=26、Pr=0.019；YA_2 群：Kr=50、Pr=0.002)(图 1a，c)及繁殖季节(YA_1 群：Kr=31、Pr=0.006；YA_2 群：Kr=40，Pr=0.015)(图 1b，d) (Kr test)，成年雄性攻击支持雌性与交配行为均显著正相关。

图 1 成年雄性攻击支持雌性与交配行为相关性

Figure 1 Correlation between adult male agonistic support female and copulation behaviors

a：YA_1 群非繁殖季节；b：YA_1 群繁殖季节；c：YA_2 群非繁殖季节；d：YA_2 群繁殖季节。

a: Group YA_1 in the non-breeding season; b: Group YA_1 in the breeding season; c: Group YA_2 in the non-breeding season; d: Group YA_2 in the breeding season.

2.2 短尾猴成年雄性随机交配频次与攻击支持后交配频次差异性

非繁殖季节，成年雄性攻击支持雌性后获取的交配频次显著高于随机交配频次 (YA_1 群：Z=−2.547、P=0.011、n=11；YA_2 群：Z=−3.111、P=0.002、n=15)(图 2a，b)。繁殖季节，YA_2 群攻击支持后的交配频次显著高于随机交配频次 (Z=−2.667，P=0.008，n=18)(图 2b)，YA_1 群则无显著增加(Z=−1.863，P=0.063，n=10)(图 2a)。

3 讨 论

本研究以短尾猴为对象，研究成年雄性攻击支持雌性与交配行为间的关系。结果显示，雄性攻击支持雌性与交配行为显著正相关。在不同季节(繁殖季节、非繁殖季节)及不同社会群体 (YA_1、YA_2 群)，成年雄性攻击支持雌性后的交配频次均高于随机交配频次，且除在 YA_1 群繁殖季节的频次差异性不显著外，其余频次差异间均存在显著性，即，雄性短尾猴可以攻击支持获得交配回报。本研究不仅对生物市场理论 (Noë & Hammerstein, 1994; 1995; Noë et al, 2001)中的社会行为存在交换进行验证，且首次证明在短尾猴中成年雄性攻击支持雌性可以换取交配回报。

短尾猴虽为季节性繁殖物种 (Li et al, 2005)，

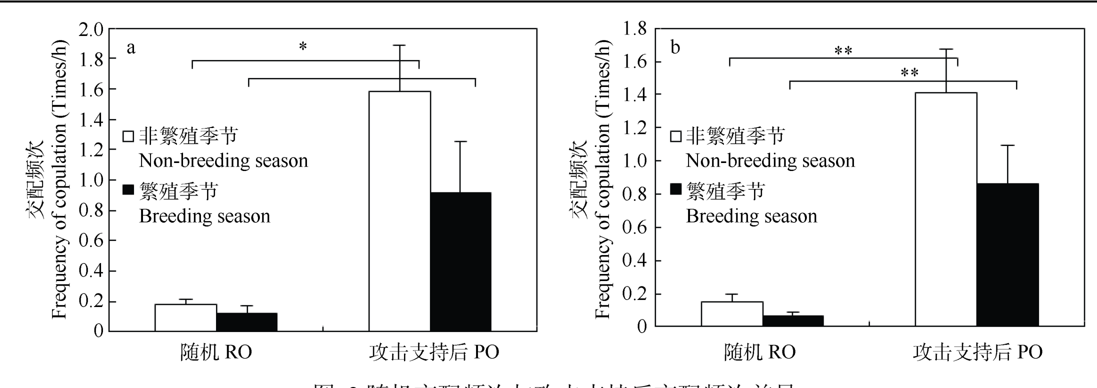


图 2 随机交配频次与攻击支持后交配频次差异

Figure 2　Copulation behaviors frequency between RO and PO

a：YA_1 群（Group YA_1）；b：YA_2 群（Group YA_2）。*:P<0.05; **:P<0.01。

但全年均有交配，非繁殖季节频次较高且射精，繁殖季节频次较低且不射精 (非繁殖功能交配) (Li et al, 2007)。本研究结果显示雄性攻击支持雌性与交配行为在全年均表现显著正相关，这可能与雌性短尾猴隐藏自己的发情周期 (Li, 1999; Li et al, 2005)，致使雄性无法判断其生理状况的独特生理特点有关。而雄性短尾猴的最佳策略是即便是在交配行为对繁殖毫无意义的繁殖季节，仍保持交配机会以增加雌性受孕可能并提高繁殖成功率 (Darwin, 1871)。因此，YA_1 群和 YA_2 群成年雄性攻击支持雌性后的交配频次在繁殖季节及非繁殖季节均高于随机交配。即，与理毛 (Gumert, 2007b)及分享食物 (Mitani & Watts, 2001)等相似，雄性攻击支持为雌性个体所提供的利益亦可增加其与雌性交配的机会 (Hemelrijk & Steinhauser, 2007; McNamara et al, 2008)。繁殖季节，YA_2 群雄性攻击支持后的交配频次与随机交配频次间差异显著的原因可能是由于 YA_1 群的雄性个体社会等级更加森严 (未发表数据)，且短尾猴对顺位具有认知能力 (Li, 2000)，使得非第一顺位的雄性个体在繁殖季节很少介入到冲突中，且即使介入，在冲突后也很少发生交配行为。而 YA_2 群雄性个体的社会等级相对宽松，同时，社会成员较多，第一顺位的猴王还需要较高等级的雄性个体巩固自身地位，因此，允许介入冲突的雄性个体在冲突后发生交配行为。该现象在黑猩猩中已有研究 (Duffy et al, 2007)。

另外，影响攻击行为与交配行为的因素很多，例如，第一顺位雄性可以任意攻击其他雄性或雌性而不会轻易遭遇攻击 (Li, 1999)，同时，也拥有最多的交配机会 (Xiong & Wang, 1991)，因此，高顺位个体不需要付出很多支持即可获取交配机会。而低顺位个体很少主动参与到攻击行为中 (Chen et al, 2008)，且即便在攻击支持雌性后，能否与该雌性成功发生交配也取决于其他个体 (例如高顺位个体) 存在与否。但由于 YA_1 群成年雄性较少，在进行社会等级划分后，中、低顺位只有一个个体，且已有的行为数据无法对等级划分后数据进行科学的统计分析。因此，要深入理解雄性攻击支持雌性与交配行为间的关系，需要更详细的数据资料探讨等级顺位的影响，从而进一步阐明雄性性竞争和雌性选择的个体策略。

致谢：本研究野外工作得到黄山野生猴谷管理中心谢玉峰、汪日光和程斌等工作人员及程海滨先生等的帮助和支持，美国中部华盛顿大学 Lori Sheeran 教授审阅了英文摘要，在此一并感谢！

参考文献：

Altmann J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour,* **49**(3): 227-267.

Barrett L, Henzi SP. 2001. The utility of grooming in baboon trops. *In*: Noe R, van Hooff Jaram, Hammerstein P. Economics in Nature. Cambridge: Cambridge University Press, 119-145.

Berman CM, Ionica CS, Li JH. 2004. Dominance style among *Macaca thibetana* on Mt. Huangshan, China. *International Journal of Primatology,* **25**(6): 1283-1312.

Chen R, Li JH, Zhu Y, Xia DP. 2008. Seasonal changes in aggressive behavior and fecal testosterone level in male Tibetan macaques *Macaca thibitana* at Huangshan, China. *Acta Zoologica Sinica,* **54**(3): 393-398. [陈燃，李进华，朱勇，夏东坡. 2008. 雄性黄山短尾猴攻击行为和粪便睾酮水平季节性变化. 动物学报, **54**(3): 393-398.]

Darwin C. 1871. The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. New York: Modern Library.

de Vries H. 1993. The rowwise correlation between two proximity matrices

and the partial rowwise correlation. *Psychometrika,* **58**(1): 53-69.

de Waal FBM. 1984. Sex differences in the formation of coalitions among chimpanzees. *Ethology and Sociobiology,* **5**(4): 239-255.

Duffy KG, Wrangham RW, Silk JB. 2007. Male chimpanzees exchange political support for mating opportunities. *Current Biology,* **17**(5): 586-587.

Gomes CM, Boesch C, Allen C. 2009. Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis. *PloS ONE,* **4**(4): e5116.

Gumert MD. 2007a. Payment for sex in a macaque mating market. *Animal Behaviour,* **74**(6): 1655-1667.

Gumert MD. 2007b. Grooming and infant handling interchange in *Macaca fascicularis*: the relationship between infant supply and grooming payment. *International Journal of Primatology,* **28**(5): 1059-1074.

Hemelrijk CK. 1990. Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level. *Animal Behaviour,* **39**(6): 1013-1029.

Hemelrijk CK. 1994. Support for being groomed in long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour,* **48**(2): 479-481.

Hemelrijk CK, Steinhauser J. 2007. Cooperation, coalition, and alliances. *In*: Henk W, Tattersall I. Handbook of Paleoanthropology, Part II. Berlin Heidelberg: Springer, 1321-1346.

Koyama NF, Caws C, Aureli F. 2006. Interchange of grooming and agonistic support in chimpanzees. *International Journal of Primatology,* **27**(5): 1293-1309.

Li JH. 1999. The Tibetan Macaque Society: A Field Study. Hefei: Anhui University Press. [李进华. 1999. 野生短尾猴的社会. 合肥: 安徽大学出版社.]

Li JH. 2000. Recognition of rank relationship by Tibetan Monkeys. *Journal of Anhui University: Natural Science,* **24**(3): 116-120. [李进华. 2000. 短尾猴对顺位关系的认知. 安徽大学学报: 自然科学版, **24**(3): 116-120.]

Li JH, Wang QS, Han DM. 1996. Fission in a free-ranging Tibetan macaque group at Huangshan Mountain, China. *Chinese Science Bulletin,* **41**: 1377-1381.

Li JH, Yin HB, Wang QS. 2005. Seasonality of reproduction and sexual activity in female Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Huangshan, China. *Acta Zoologica Sinica,* **51**(3): 365-375.

Li JH, Yin HB, Zhou LZ. 2007. Non-reproductive copulation behavior among Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Huangshan, China. *Primates,* **48**(1): 64-72.

McNamara JM, Barta Z, Fromhage L, Houston AI. 2008. The coevolution of choosiness and cooperation. *Nature,* **451**(7175): 189-192.

Mitani JC, Watts DP. 2001. Why do chimpanzees hunt and share meat? *Animal Behaviour,* **61**(5): 915-924.

Noë R, Sluijter AA. 1990. Reproductive tactics of male savanna baboons. *Behaviour,* **113**(1): 117-170.

Noë R, Hammerstein P. 1994. Biological market: supply and demand determine the effect of partner choice in cooperation, mutualism and mating. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **35**(1): 1-11.

Noë R, Hammerstein P. 1995. Biological markets. *Trends in Ecology & Evolution,* **10**(8): 336-339.

Noë R, van Hooff JARAM, Hammerstein P. 2001. Economics in Nature: Social Dilemmas, Mate Choice and Biological Markets. Cambridge: Cambridge University Press.

Pastor-Nieto R. 2001. Grooming, kinship, and co-feeding in captive spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Zoo Biology,* **20**(4): 293-303.

Pereira ME. 1989. Agonistic interactions of juvenile savanna baboons: II. Agonistic support and rank acquisition. *Ethology,* **80**(1-4): 152-171.

Perloe SI. 1992. Male mating competition, female choice and dominance in a free ranging group of Japanese macaques. *Primates,* **33**(3): 289-304.

Robbins MM. 1999. Male mating patterns in wild multimale mountain gorilla groups. *Animal Behaviour,* **57**(5): 1013-1020.

Schino G. 2007. Grooming and agonistic support: A meta-analysis of primate reciprocal altruism. *Behavioral Ecology,* **18**(1): 115-120.

Schino G, di Sorrentino EP, Tiddi B. 2007. Grooming and coalitions in Japanese macaques (*Macaca fuscata*): partner choice and the time frame of reciprocation. *Journal of Comparative Psychology,* **121**(2): 181-188.

Schino G, di Giuseppe F, Visalberghi E. 2009. Grooming, rank, and agonistic support in tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology,* **71**(2): 101-105.

Seyfarth RM, Cheney DL. 1984. Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature,* **308**(5959): 541-542.

Silk JB. 1992. The Patterning of intervention among male Bonnet Macaques: reciprocity, revenge, and loyalty. *Current Anthropology,* **33**(3): 318-325.

Smuts B. 1985. Sex and Friendship in Baboons. Cambridge: Cambridge University Press.

Soltis J, Mitsunaga F, Shimizu K, Nozaki M, Yanagihara Y, Domingo-Roura X, Takenaka O. 1997. Sexual selection in Japanese macaques II: female mate choice and male-male competition. *Animal Behaviour,* **54**(3): 737-746.

Sterck EHM, Watts DP, van Schaik CP. 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology,* **41**(5): 291-309.

Trivers RL. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology,* **46**(1): 35-57.

van Noordwijk MA. 1985. Sexual behaviour of Sumatran long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie,* **70**(4): 277-296.

Ventura R, Majolo B, Koyama NF, Hardie S, Schino G. 2006. Reciprocation and interchange in wild Japanese macaques: grooming, cofeeding, and agonistic support. *American Journal of Primatology,* **68**(12): 1138-1149.

Widdig A, Streich WJ, Tembrock G. 2000. Coalition formation among male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *American Journal of Primatology,* **50**(1): 37-51.

Wrangham RW. 1980. An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour,* **75**(3): 262-299.

Xia DP, Li JH, Garber PA, Sun LX, Zhu Y, Sun BH. 2012. Grooming reciprocity in female Tibetan macaques. *American Journal of Primatology*, **74**(6):569-579.

Xiong CP, Wang QS. 1991. Comparison of male sexual behaviors between Tibetan and Japanese macaques. *Acta Theriologica Sinica,* **11**(1): 13-22. [熊成培, 王岐山. 1991. 短尾猴和日本猴雄性性行为的比较研究. 兽类学报, **11**(1): 13-22.]

Zhang M, Li JH, Zhu Y, Wang X, Wang S. 2010. Male mate choice in Tibetan macaques *Macaca thibetana* at Mt. Huangshan, China. *Current Zoology,* **56**(2): 213-221.

Zhu Y, Li JH, Xia DP, Chen R, Sun BH. 2008. Inbreeding avoidance by female Tibetan macaques *Macaca thibetana* at Huangshan, China. *Acta Zoologica Sinica,* **54**(2): 183-190. [朱勇, 李进华, 夏东坡, 陈燃, 孙丙华. 2008. 雌性黄山短尾猴回避近亲交配. 动物学报, **54**(2): 183-190.]